



À propos d'une communauté bryophytique originale des bords de la moyenne vallée de l'Oise (départements de l'Aisne-02 et de l'Oise-60)

WATTERLOT Aymeric

F-59270 BAILLEUL

a.watterlot@cbnbl.org

Jean-Christophe HAUGUEL

F-59270 BAILLEUL

jc.hauguel@cbnbl.org

Adrien MESSEAN

Conservatoire d'espaces naturels des Hauts-de-France

F-80044 AMIENS

a.messean@cen-hautsdefrance.org

Résumé. La cartographie de *Lindernia dubia*, espèce exotique envahissante récemment détectée dans les Hauts-de-France, a permis de mettre en évidence le *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* le long de la rivière Oise. Les auteurs profitent alors du recueil d'éléments nouveaux acquis en région pour apporter des précisions sur la distribution de l'association, ainsi qu'une mise au point synfloristique et synécologique. Une partie descriptive permet de rendre compte de quelques singularités observées au sein des biotopes occupés par cette communauté bryophytique pionnière inféodée à un fonctionnement hydraulique particulier.

Mots-clés : Hauts-de-France, rivière Oise, *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis*, *Botrydium granulatum*.

Abstract. The mapping of *Lindernia dubia*, an alien plant recently detected in the region of Hauts-de-France, has revealed presence of the *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* on the banks of the Oise river. Some elements of phytosociological nomenclature and taxonomy are described and commented. A first review of the *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* observations is proposed (including distribution of characteristics species of this vegetation). This article provides ecological informations about this remarkable and interesting vegetation, which is now better studied in the North of France.

Keywords : Hauts-de-France, Oise (river of Belgium and France), *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis*, *Botrydium granulatum*.

Introduction

Suite à la découverte de *Lindernia dubia* (L.) Pennell en moyenne vallée de l'Oise en 2016, le Conservatoire botanique national de Bailleul (CBNBL) a entrepris des prospections en canoë sur la rivière Oise entre les communes de Viry-Nouveau (Aisne) au nord et Pimprez (Oise) au sud. Lors de ces prospections, une végétation bryophytique originale a été repérée sur les berges limono-sableuses et les vases humides au niveau de l'étiage. Plus particulièrement, la présence régulière de thalles d'espèces relevant du genre *Riccia* L. nous a incité, en parallèle à la cartographie de la lindernie fausse-gratiolle, à mener une étude de cette végétation de berges exondées en se basant sur des relevés bryosociologiques. La présence d'une association méconnue pour les Hauts-de-France, le *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* P. Allorge ex v. Hübschm. 1957 corr. v. d. Dunk 1972, qui avait été mentionnée récemment sur la commune de Beautor (Messean, 2013), mais dont la distribution restait à préciser, est ainsi abordée. Par ailleurs, ses caractéristiques syntaxonomiques et écologiques ont pu être précisément décrites.

La nomenclature des Trachéophytes cités suit *Flora Gallica* (Tison et de Foucault, 2014). Le référentiel syntaxonomique utilisé suit *Mucina et al.* (2016) pour les unités supérieures et Bardat et Hauguel (2002) amendé par Marsteller (2006) pour les associations. Pour les Ochrophytes (« algues jaunes et brunes »), le présent travail s'appuie sur le référentiel *TAXREF* v. 9.0 (Gargominy et al., 2015).

1 – Secteur étudié et méthode de prospection

1.1. Périmètre d'étude

Le périmètre d'étude correspond à un échantillonnage de fragments de la vallée de l'Oise, essentiellement parcourus en canoë. Le temps disponible pour l'étude n'a, en effet, pas permis de prospecter l'ensemble du linéaire. Les rives de la rivière ont été prospectées en se focalisant sur les biotopes favorables à la lindernie fausse-gratiolle. Au total ce sont environ 80 km de linéaire fluvial qui ont été parcourus. Le périmètre de la zone d'étude est présenté ci-après (**Figure 1**).

1.2. Méthode de prospection

La description de la végétation à riccie caverneuse (**Photo 2**) et à korrigan à feuilles étalées (**Photo 1**) ne constituait pas l'objectif de la mission conduite le long de la rivière Oise. Cependant, la récurrence de la présence de thalles de riccies (*Riccia cavernosa* et *R. glauca*) a incité l'un d'entre nous (AW) à examiner de plus près cette cryptovégétation. Ainsi il a été décidé de profiter de la recherche de la lindernie fausse-gratiolle pour recueillir des données sur les stations de ces riccies, mais plus encore de décrire la végétation dans laquelle ces espèces se trouvaient car, à notre connaissance, celle-ci était fort méconnue dans le nord de la France et même plus largement sur le territoire métropolitain.

Ainsi, des relevés bryosociologiques ont été réalisés à la fois *in situ*, directement sur le terrain, le cas échéant, en rapportant des placages de terre porteurs de ces végétations pour détermination au laboratoire et *ex situ*. Ceux-ci ont donc été examinés à la loupe binoculaire et au microscope.

Il convient d'apporter quelques précisions sur la réalisation des relevés. En effet, du fait que ceux-ci ont, en grande partie, été réalisés en laboratoire, sur la base des placages de terre rapportés, l'attribution des coefficients d'abondance est parfois biaisée. Une surreprésentation des riccies dans les placages de sols, liée au processus de prélèvement orienté vers ces espèces, induit une surreprésentativité de ces espèces dans les coefficients d'abondance, ceci pour une fraction non négligeable de relevés. Par ailleurs, la pente sur laquelle ont été réalisés les relevés n'a pas systématiquement été mesurée.

2 – Description du *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis*

2.1 – Composition spécifique

Trente-et-un relevés bryosociologiques ont été effectués sur les rives de l'Oise et sont présentés ci-après (**Tableau 1**). L'analyse de ces relevés montre la prédominance d'espèces terricoles, dont une forte proportion d'annuelles.

Quatre espèces sont quasi constantes dans l'ensemble des relevés et forment l'ensemble caractéristique de cette végétation : *Physcomitrella patens*, *Riccia cavernosa*, *Bryum dichotomum* agr. et *Dicranella varia*. Le cas du *B. dichotomum* est particulier puisqu'il s'agit d'un groupe complexe comprenant notamment, chez nous, *B. dichotomum* Hedw. et *B. gemmiferum* R. Wilczek & Demaret (**Photo 3**). La plupart du temps, les échantillons ne portaient pas de bulbille et n'étaient donc pas déterminables à l'espèce. La majorité des échantillons portant des bulbilles correspondait à *B. dichotomum* Hedw., tandis que quelques populations correspondaient à *B. gemmiferum* R. Wilczek & Demaret, les deux espèces étant bien présentes et sans *preferendum* écologique apparent.

Les espèces compagnes fréquentes relèvent des *Funarietalia hygrometricae* et des *Barbuletea unguiculatae*. Il s'agit notamment de *Funaria hygrometrica* et *Bryum argenteum*. Enfin la présence assez régulière de *Pohlia melanodon* est à signaler. Le nombre d'espèces moyen par relevé est de 6,3, tandis que le recouvrement moyen est de 73 %.

Janovicová et Kubinská (2003) ont décrit cette communauté bryophytique près de Bratislava en Slovaquie sur les rives du Danube. Dans leurs relevés, le recouvrement muscinal varie entre 30 et 70 %. Les espèces caractéristiques sont *Physcomitrella patens* et *Riccia cavernosa*. Les espèces compagnes sont *Botrydium granulatum*, *Riccia glauca*, *Pseudephemerum nitidum*, *Pohlia wahlenbergii*, *Bryum erythrocarpum* agr., *Physcomitrium pyriforme*. Parmi les espèces accidentelles ou de plus large amplitude, ces auteurs ont mentionné *Marchantia polymorpha*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum dichotomum* et *Lunularia cruciata*.

Nous n'avons pas observé *Pseudephemerum nitidum*, mais il est probable que cette espèce soit présente en vallée de l'Oise. Elle est connue ailleurs dans le nord-ouest de la France. Cependant, il s'agit d'une espèce acidiphile plus oligotrophile et sa présence en vallée de l'Oise doit être assez sporadique.

2.2 – Position synsystématique et synonymenclaturale

Le premier auteur à évoquer cette communauté est Allorge dans sa thèse (1922) sous le nom d'association à *Riccia crystallina* et Siphonées : « Dès la fin de l'été, sur la vase encore humide et, plus particulièrement, sur la marge étroite soumise aux

oscillations du niveau aquatique, une abondante population de muscinées presque toutes annuelles et d'algues se développe rapidement en association ouverte ». Les espèces citées sont notamment *Riccia crystallina*, *Physcomitrella patens*, *Dicranella varia*, *Mniobryum carneum* (= *Pohlia melanodon*) etc. Allorge cite également *Pleuridium nitidum* dans l'ensemble caractéristique de l'association, espèce que nous n'avons pas observée dans nos relevés. Ces observations ont été réalisées le long de l'Oise dans le Vexin français, c'est-à-dire non loin de nos propres observations, mais plus en aval. Le biotope évoqué par Allorge est le même que celui que nous avons observé pour cette communauté. Par ailleurs la présence importante d'algues vertes et de *Nostoc* est mentionnée dans ce travail.

La mention de *Riccia crystallina* est ici à prendre avec précaution puisqu'à l'époque *R. cavernosa* n'était pas distinguée de *R. crystallina*. Depuis la reconnaissance des deux taxons au rang d'espèce et du fait de la répartition mondiale de celles-ci (Damsholt, 2002), il est plus que probable que le taxon identifié comme *R. crystallina* dans la thèse d'Allorge soit à considérer comme étant en fait *R. cavernosa*. Ainsi, v. d. Dunk (1972) corrige le nom retenu pour cette association à partir de la description valide de l'association publiée par von Hübschmann (1957). Le nom de *R. cavernosa* est retenu comme espèce caractéristique au lieu de *R. crystallina*. Ce changement de nom est notamment documenté dans Marstaller (2006) qui en précise les raisons : « le nom est corrigé par v. d. Dunk pour des raisons taxonomiques, *Riccia crystallina* indiquée dans cette association par Allorge et v. Hübschmann étant largement absente du territoire et ainsi remplacée par *Riccia cavernosa* ».

Cette végétation a donc été décrite par v. Hübschmann en 1957 sous le nom de *Riccia crystallina-Physcomitrella patens* – Assoziation (P. Allorge 1921) V. Hübschmann 1957. Parmi les espèces caractéristiques, la présence de *Botrydium granulatum* est à noter, ainsi que *Pleuridium nitidum*, mais ce dernier en faible fréquence. La diagnose fait état de cinq relevés avec un nombre moyen d'espèces égal à cinq.

Dans leur travail sur les rives du Danube, Janovicová et Kubinská (2003) ont publié un tableau qui regroupe cinq relevés avec 6,6 espèces en moyenne par relevé. Ces auteurs pensent comme v. Hübschmann que cette végétation « fait partie de l'ordre des *Funarietalia hygrometricae* Hübschmann 1957 et de la classe des *Funarietea hygrometricae* Hübschmann 1957 ». Ils mentionnent aussi le fait que, selon d'autres phytosociologues, « cette communauté fait partie des associations de phanérogames, par exemple Uhlig (1939), [...] dans la communauté d'*Eleocharitetum ovatae*, Philipps (1968) [...] au *Cypero-Limoselletum*, Boros (1968) cite [...] de Hongrie comme typiques de la classe *Isoeto-Nanojuncetea* dans le *Nanocyperion* ».

Du point de vue synonymenclatural, comme le soulignent Caze *et al.* (2013), en reprenant le synsystème de Marstaller (2006), deux alliances regroupant les végétations limicoles sur vases exondées sont connues dans l'ordre des *Funarietalia hygrometricae* : les communautés plutôt eutrophiles, des substrats à réaction basique, prennent place dans le *Physcomitrellion patensis* et les communautés à optimum oligotrophile, des substrats acides à neutres, dans le *Pseudephemerion nitidi*. Le *Riccia cavernosae-Physcomitrellion patensis* prend nettement place dans le *Physcomitrellion patensis* comme en témoigne la présence des espèces basiphiles eutrophiles telles que *Funaria hygrometrica*, *Physcomitrella patens*, *Riccia cavernosa* ou encore *Pohlia melanodon*.

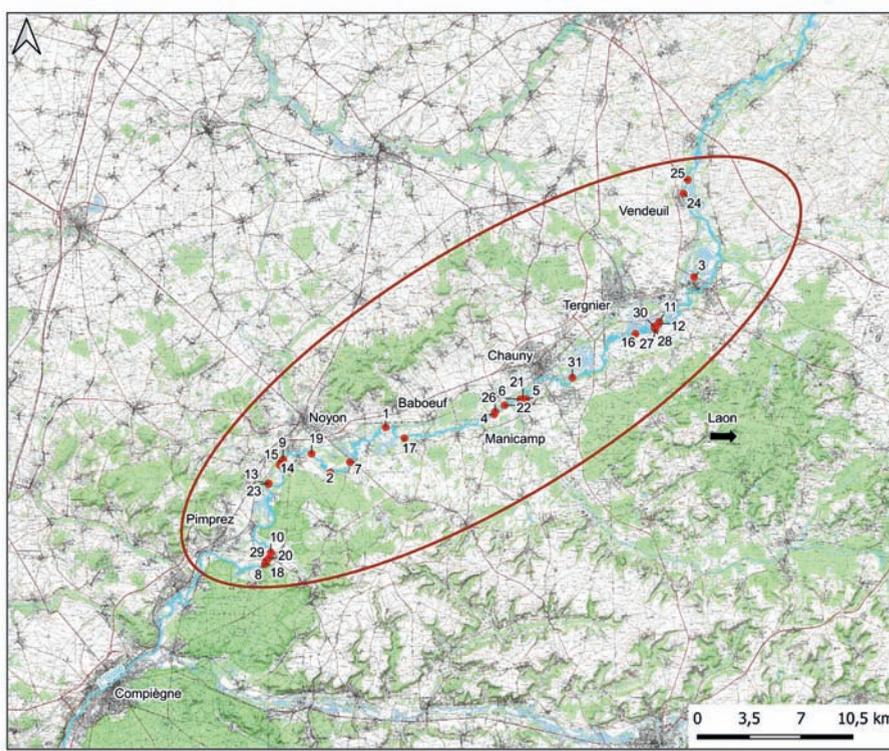


Figure 1. Localisation de la zone d'étude et des relevés bryosociologiques.

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	Fréquence			
Surface (en cm ²)	80	80	120	150	180	160	80	40	50	50	100	400	500	50	50	1000	80	50	80	50	140	102	50	150	150	200	500	400	50	600	90	90			
Pente (en °)	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0		
Recouvrement (en %)	60	80	80	90	50	70	80	50	60	70	70	60	85	90	80	80	70	70	90	70	60	90	70	90	60	70	90	60	70	60	90	90			
Ensemble caractéristique																																			
<i>Physcomitrella patens</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	+	22	33	22	22	33	11	22	+	33	44	33	33	22	22	44	33	12	11	22	22	33	22	55	12	22	44	44	+	33	23	V			
<i>Riccia cavernosa</i> Hoffm. emend. Raddi	22	+	+	11	11	11	22	+	11	11		11	+	11	11	22	23	22	33	11	+	11	11	+	+	+	11	11	22	12	+	V	V		
Différentielle de variante																																			
<i>Riccia glauca</i> L.	22	33	12	+	(+)	+	33	22	11	11	+	+	+	+	22	11																	III	III	
Espèces des Funarietalia hygrometricae																																			
<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw.											+	12	11	+								11		12					+	11	+	+	II	II	
<i>Marchantia polymorpha</i> L.																																	I	I	
Espèces des Barbuletalia unguiculatae et du Phascion cuspidati																																			
<i>Bryum dichotomum</i> agr. (inclus <i>B. dichotomum</i> s.s.)	+	+	33	22	12	11	11	22		+	+	+	22	11	23	+	22	22	+	22	22	+	22	22	+	55	22	11	33	33	33	V	V		
<i>Dicranella varia</i> (Hedw.) Schimp.	+	11	22	22	12	11	22	11	33	33	22	+	22	33	22	22	+	12	22	22	+	22	22	22	22	22	22	22	12	11	12	22	V	V	
<i>Bryum gemmiferum</i> R. Wilczek & Demaret								22					+					11		11					+							11	I	I	
<i>Tortula acaulon</i> (With.) R.H. Zander								+															+										11	I	I
<i>Tortula truncata</i> (Hedw.) Mitt.									+																								+	I	I
<i>Barbula unguiculata</i> Hedw.																																	+	I	I
<i>Barbula convoluta</i> Hedw.																																	+	I	I
Espèces des Barbuletea unguiculatae																																			
<i>Bryum argenteum</i> Hedw.			11	+	12	+					+	+	+				+						11		+	12		+				11	11	III	III
<i>Pohlia melanodon</i> (Brid.) A.J. Shaw			12	11	+					+	11		+				+					22		+									+	II	II
Espèces accidentelles																																			
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.							+																											I	I
<i>Lunularia cruciata</i> (L.) Lindb.								11																										I	I
<i>Pellia endiviifolia</i> (Dicks.) Dumort.								+																										I	I
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske										+																								I	I
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.								+																12										I	I
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.														+																				I	I
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske																											+							I	I
Nombre de taxons	5	7	8	6	7	7	8	6	5	7	7	8	8	6	7	6	7	6	5	5	4	7	5	6	5	6	5	6	7	10					

Tableau 1. Relevés bryosociologiques du *Riccia cavernosa-Physcomitrelletum patentis* P. Allorhe ex v. Hübschm. 1957 corr. v. d. Dunk 1972.

2.3 – Ecologie et dynamique

Cette végétation a été trouvée sur les banquettes de vases et plages limoneuses dans le lit mineur de l'Oise (Photos 4 à 6). Il s'agit de plages à pente très faible, régulièrement inférieure à 5°. Le sol est majoritairement limoneux, bien que, par endroits, un enrichissement en sable ou en argile soit visible. Les sols graveleux ou caillouteux sont défavorables à l'installation de cette communauté. Le seul relevé ne comportant pas *Riccia cavernosa*, et pouvant ainsi être considéré comme révélant d'une forme fragmentaire de l'association, a été réalisé sur un versant limoneux de pente égale à 90°. Sur ce type de berge abrupte la communauté est dominée par *Bryum dichotomum* agr., *Dicranella varia* et *Pohlia melanodon*.

Il s'agit d'une communauté annuelle à développement estival, liée à la période d'étiage de la rivière et dont le développement, incluant la production des spores par les bryophytes, s'étend sur moins de trois mois, de mi-juillet à mi-octobre. Le développement de cette communauté dépend étroitement du niveau de l'eau dans la rivière et on peut penser qu'elle ne se développe pas lors des étés durant lesquels le niveau de l'eau dans la rivière ne baisse pas suffisamment.

Ailleurs en Europe, cette communauté a été documentée par plusieurs auteurs, notamment en Europe centrale. Ainsi, selon Drehwald et Preising (1991), « cette végétation éphémère se développe sur des sédiments riches, périodiquement exondés dans les bras exposés des épaules mortes, des rives et des lacs, les réservoirs d'eau et des barrages [...] sporadiquement répandus en Europe centrale ».

Peciar (1967) décrit la bryoflore des zones humides et des berges humides des réservoirs, et mentionne notamment *Physcomitrella patens* et *Riccia cavernosa* comme typiques de ce type d'habitat.

Hugonnot et al. (2017) citent à propos de *Riccia cavernosa* et *Physcomitrella patens* : « il s'agit de deux espèces souvent associées sur des vases exondées, principalement sur le bord d'étangs mésotrophes. Ces deux espèces peuvent être qualifiées de peu communes en France ».

Selon Janovicová et Kubinská (2003), en Slovaquie, « le *Riccio-Physcomitrelletum* caractérise les communautés éphémères et instables qui peuvent ne pas se développer sur un site donné chaque année ». Le développement de cette communauté est « étroitement lié à l'état général de l'habitat et est influencée notamment par la hauteur d'eau. Ainsi, dans les îles Sihoti et Sedláčkov, la communauté a été observée pour la première fois en août et à l'automne 1994, lorsque le niveau de l'eau dans le Danube était extrêmement bas. Au cours des années suivantes, sur les sites suivis, la communauté ne s'est développée que de manière fragmentaire ou était absente [...] son développement optimum a été atteint à nouveau en automne 1997 à la faveur de niveaux d'eau bas sur de longues durées. Le développement optimal est atteint au cours de l'automne ». Toujours dans les îles Sihoti et Sedláčkov, Janovicová et Kubinská (2002) précisent la phénologie de *Riccia cavernosa* dont les gamétophytes sont visibles à partir du mois de septembre et les sporophytes en octobre et novembre.

Le comportement à éclipse de l'association a bien été remarqué dans le contexte de la vallée de l'Oise entre 2018 et 2020. Celle-ci se développe selon les opportunités, en fonction des microhabitats disponibles étant donné que les substrats sont constamment renouvelés. Nos observations plus sporadiques réalisées au cours de l'été 2020, particulièrement chaud, nous incitent à penser que les températures élevées sont défavorables à l'expression de cette communauté.

Du point de vue de la dynamique de la végétation, cette communauté pionnière est ensuite colonisée par des végétations rases à *Cyperus fuscus* sur les substrats les moins eutrophes et par des communautés du *Bidention tripartitae* sur les sols riches. Janovicová et Kubinská (2003) ont observé les mêmes caractéristiques écologiques et dynamiques pour cette communauté : « la communauté occupe des endroits légèrement ombrés à ensoleillés, le sol est sableux, sableux-argileux, argilo-sableux, mouillé, souvent enrichi en nitrates

et en composés organiques de dépôts pendant les inondations (v. Hübschmann, 1957 ; Drehwald et Preising, 1991). Cette communauté initiale sur ces biotopes est ensuite colonisée par des communautés de phanérogames du *Nanocyperion* ou *Bidention* (Drehwald et Preising, 1991). Les communautés de cryptogames sont surtout des communautés des sites anthropiques tels que le *Funarietum hygrometricae* et le *Physcomitrietum pyriformis* ».

Nous n'avons pas eu le temps, au cours de l'étude, d'affiner l'analyse dynamique de cette communauté bryophytique et notamment ses relations avec les végétations phanérogamiques. Cependant, Messean (2013) a documenté en partie ces liens. Ainsi, sur les niveaux topographiques légèrement plus élevés de la berge ou bien en cas de basses eaux prolongées, comme ce peut être le cas en fin d'été, une végétation herbacée se développe, toujours dominée par des annuelles : *Cyperus fuscus*, *Juncus bufonius*, *Rorippa sylvestris*, *Gnaphalium uliginosum*, ainsi que *Plantago major* subsp. *pleiosperma*. Cette végétation des *Juncetea bufonii* fait la transition avec des communautés plus stabilisées du *Chenopodion rubri* : *Erysimum cheiranthoides*, *Cuscuta europaea*. Il pourrait s'agir de l'association du *Bidention tripartitae-Brassicetum nigrae* P. Allorge 1922.

Des relevés selon une approche sériale seraient à mener pour finaliser la compréhension de ces liens dynamiques.

2.4 – Répartition européenne, nationale et régionale

Cette association est documentée principalement d'Europe centrale : Basse-Saxe (Drehwald et Preising, 1991), Eifel (Weddeling, 2002), Slovaquie (Janovicová et Kubinská, 2003) etc. Son aire de répartition est très probablement plus étendue comme en témoignent les mentions des espèces caractéristiques *Riccia cavernosa* et *Physcomitrella patens*, par exemple en Grande-Bretagne (Atherton et al., 2010), aux Pays-Bas (NDFV Verspreidingsatlas Mossen [en ligne]), en Belgique (Sotiaux et al., 2007), etc. Plus globalement, Söderström et al. (2002) citent *Riccia cavernosa* comme présente dans les pays suivants : Islande, Norvège, Danemark, Suède, Grande-Bretagne, France, Pays-Bas, Belgique, Allemagne, Pologne, Tchèque, Slovaquie, Suisse, Autriche, Hongrie, Portugal, Espagne, Bulgarie, Italie, Estonie, etc. Le *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patens* n'est probablement pas présent dans tous ces pays, *Riccia cavernosa* ayant une amplitude écologique plus importante que cette association à laquelle elle participe, mais on peut considérer, notamment dans les pays d'Europe centrale où de grands hydrosystèmes fluviaux existent, qu'elle y est probablement bien représentée.

Sur le territoire métropolitain, à notre connaissance, très peu de mentions de cette association sont documentées. Mady et al. (2020) la signalent, sous réserve d'une analyse réalisée sous une approche synusiale, en vallée de la Loire. Amblard et Hendoux (2019) mentionnent sa présence dans le département de la Marne, sur le territoire communal de Châtillon-sur-Broué (marais du Petit Broué).

En outre, plusieurs auteurs ont publié des descriptions phytoécologiques de cortèges bryophytiques qui s'apparentent clairement au *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patens*. Ainsi, Lanfant (2003) signale que : « ce *Riccio* (*Riccia cavernosa*, ndlr) était déjà connu dans le Parc naturel (PNR de la forêt d'Orient, ndlr) puisqu'il fut récolté autrefois par R. PRIN, mais cette espèce était dénommée à cette époque *Riccia crystallina* L., *Riccia cavernosa* se développe dans les groupements d'exondation du *Bidention tripartitae* et du *Chenopodion rubri* essentiellement, en compagnie de *Physcomitrella patens*, *Bryum klingraeffii*, *Ephemerum serratum* s. l., *Micromitrium tenerum*. Cette végétation bryophytique caractéristique des vases exondées est observée surtout au lac d'Orient et localement dans certains secteurs du lac Auzon-Temple (vers la digue des Vallois). Elle peut se développer lors de l'assec de certains étangs mais *Riccia cavernosa* est alors absente d'après nos observations ». En 2017, ce même auteur (Lanfant, 2017) cite : « *Micromitrium tenerum* revu à Piney dans la Réserve naturelle de la forêt d'Orient sur vase exondée avec *Physcomitrella patens* et *Riccia cavernosa* ».

Il nous semble également utile de rapporter ici les observations portées à notre connaissance par P. Amblard (*comm. pers.*) : « le *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* est très fréquent sur les vases exondées des grands lacs réservoirs de Champagne-Ardenne. C'est en particulier le cas des lacs du Der et d'Orient qui développaient en 2018 une surface d'exondation de centaines d'hectares où les deux espèces sont quasi systématiques, soit des millions d'individus. Leur répartition est limitée par la surface et l'épaisseur parfois très importantes des tapis de Characeae mortes ou par la présence d'une pelouse très dense à *Agrostis stolonifera*, ainsi que par la raréfaction de la vase dans certains secteurs plus graveleux ».

Comme le soulignent Caze *et al.* (2013), dans le cadre d'un travail sur les végétations de clairières alluviales à éphémérophytes du *Riccio huebenerianae-Pseudephemeretum nitidi* dans le Val de l'Èyre en Gironde : « les connaissances sur la sociologie des peuplements bryophytiques limniques sont encore embryonnaires à l'heure actuelle en France ».

À l'échelle du territoire métropolitain, si l'on considère la présence de *Riccio cavernosae* comme un indicateur potentiel de la présence du *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis*, les territoires où *R. cavernosae* est citée sont les suivants : Aveyron, Haute-Garonne, Gers, Hautes-Pyrénées (Infante Sánchez, 2015), Pyrénées-Orientales (Hugonnot *et al.*, 2017), Alpes-de-Haute-Provence, Isère, Savoie (Legland et Garraud, 2018), Île-de-France (Filoche *et al.*, 2016), Auvergne (Hugonnot et Celle, 2014), Franche-Comté (Baillly *et al.*, 2009), Haute-Marne (P. Amblard, *comm. pers.*), Marne (Amblard et Hendoux, 2019), Côte-d'Or, Nièvre et Yonne (Bardet, 2014), Seine-Maritime (Stallegger *in* Werner *et al.*, 2012), Alsace (Bick et Stoehr, 2014), Lorraine (Mahévas *et al.*, 2010), Côtes-d'Armor, Ile-et-Vilaine (Durfort *et al.*, 2016), Finistère, Morbihan, Calvados, Manche (eCoLiBry [en ligne]). Notons que dans plusieurs de ces territoires *R. cavernosae* est considérée au mieux comme insuffisamment documentée et au pire comme gravement menacée de disparition.

À l'échelle du nord-ouest de la France, cette communauté a bien sûr été mentionnée par Allorge dans le Vexin français, probablement sur les rives de l'Oise dans le secteur de Pontoise (Val d'Oise). En Hauts-de-France, la première mention de l'association revient à A. Messean (2013) en moyenne vallée de l'Oise. On peut cependant noter que la présence des principales espèces caractéristiques était documentée par endroits. Ainsi, d'après la base de données du CBNBL (Digitale2 [en ligne]), la répartition régionale de ces espèces est la suivante.

Riccio cavernosae Hoffm. emend. Raddi

Dans les Hauts-de-France, le taxon est très rare et de préoccupation mineure (CBNBL, 2020). Sur une période incluant les données historiques et celles capitalisées jusque 2010, nous pouvons citer :

- deux mentions anciennes dans le département de l'Oise (Graves, 1857) à Marissel, près de Beauvais et en forêt de Compiègne aux étangs de Saint-Pierre ;
- deux mentions, en 2010, localisées en vallée de la Somme à Épagne-Épagnette et Mareuil-Caubert (Digitale2 [en ligne]) ;
- et une mention dans le Pas-de-Calais, en 2010, où la riccie cavernose se rencontrait dans des pannes dunaires sur la commune de Dannes (Digitale2 [en ligne]).

Pour ce qui est de données de *R. cavernosae* plus récentes, ne figurant pas dans les relevés bryosociologiques restitués dans cet article, la synthèse suivante des signalements peut être proposée. Les informations relatives à chaque observation sont structurées comme suit :

- département (**02 ; 59 ; 60 ; 62 ; 80**), nom de commune, lieu-dit (si mentionné), date d'observation (jj/mm/aaaa), écologie (si précisée), vérification d'identification le cas échéant

Abréviations utilisées :

- *leg.* = *legit*, observé et récolté par
- *det.* = *determinavit*, déterminé par
- *vid.* = *vidit*, confirmé par

[**Aisne, 02** : Chivy-lès-Étouvelles, 25/07/2012, en culture inondable, *leg.* & *det.* Messean A., - Travecy, rivière Oise, 16/08/2012, sur les vases exondées de l'Oise, *leg.* & *det.* Messean A., - Beautor, rivière Oise, 12/09/2012, sur berge exondée, *leg.* & *det.* Messean A., - Mayot, rivière Oise, 12/09/2012, sur berge exondée, *leg.* & *det.* Messean A., - Anizy-le-Château, les Prés de la rivière, 26/05/2015, dans une mouillère en culture inondable au bord de l'Ailette, *leg.* & *det.* Messean A., - Royaucourt-et-Chailvet, les Pétereaux, 25/06/2015, sur des sables humides tassés, en fond de carrière d'exploitation de sables désaffectée, *leg.* Gerard T., *det.* Messean A., - Versigny, Réserve naturelle des Landes de Versigny, 02/07/2018, sur un exutoire des eaux de ruissellement d'un chemin, *leg.* & *det.* Messean A., - Vendeuil, les Basserons, 12/10/2018, sur berge exondée, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C., - Bichancourt, rivière Oise, 25/10/2018, sur vases exondées, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C., - Quierzy, Lamblois, 25/10/2018, sur berge exondée, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C., - Moÿ-de-l'Aisne, les Grandes Herbes, 30/10/2018, sur berge sablo-vaseuse exondée, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C., - Tergnier, le Bois Barbet, 07/10/2019, sur berge exondée, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C., - Châtillon-sur-Oise, les Sept Ponts, 15/07/2020, sur les vases exondées de l'Oise, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C. ; **Nord, 59** : Dunkerque, canal de Bourbourg, 31/08/2018, *leg.* & *det.* Villejoubert G., *vid.* Toussaint B. ; **Oise, 60** : Ormoy-Villers, 23/08/2018, *leg.* & *det.* Caron N., - Noyon, 09/10/2018, vase humide au niveau de l'étiage, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C., - Pont-l'Évêque, la Longue Anse, 24/10/2018, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C., - Bailly, les Étangs, 26/10/2018, berge de la rivière Oise, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C., - Saint-Léger-aux-Bois, la Cognée, 26/10/2018, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C. ; **Pas-de-Calais, 62** : Merlimont, Réserve biologique de la Côte d'Opale, 14/06/2020, chemin sur sables humides, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Wissant, 27/06/2020, vases exondées en bordure de pièce d'eau, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C. ; **Somme, 80** : Rue, 31/08/2018, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C., - Quend, 05/06/2019, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C., - Saint-Quentin-en-Tourmont, 23/06/2020, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C.]

Physcomitrella patens (Hedw.) Bruch & Schimp.

En Hauts-de-France, l'espèce est présumée rare. L'incertitude sur la rareté entraîne donc un niveau de menace insuffisamment documenté. Elle s'observe sur les sols tourbeux ou vaseux exondés le long des étangs, parfois sur les sols remaniés par les pelleteuses dans certains marais. En l'état actuel des connaissances, une grande majorité des stations inventoriées se situent dans la vallée de l'Oise. Elle est connue de quelques stations de la vallée de la Somme, de la Scarpe, de la Marne et d'un petit fleuve côtier (l'Yser) situé dans le nord de la France (Digitale2 [en ligne]). Nous reprenons ici certaines mentions récentes dont celles documentées par Messean *et al.* (2017).

[**Aisne, 02** : Any-Martin-Rieux, Réserve naturelle des prairies humides de la ferme du Moulin Fontaine, 30/07/2014, sur les berges argileuses d'une mare récemment créée (dominance de *Physcomitrella patens* dans des formes fragmentaires du *Riccio-Physcomitrelletum*), en bord du Petit-Gland, *leg.* & *det.* Messean A., - Artonges, étang de la Verrerie, 25/08/2015, sur les vases exondées de l'étang, typique des plateaux d'argiles à meulrières de la Brie, *leg.* & *det.* Messean A., - Beuvardes, étang de la Logette, 25/08/2015, même contexte que la station précédente, *leg.* & *det.* Messean A., - Corbeny, la Fontaine à Lorient, 24/09/2015, sur sol argileux frais d'un talus en forêt, *leg.* & *det.* Hauguel J.-C., - Versigny, Réserve naturelle des Landes de Versigny, 01/07/2018, sur les berges d'un exutoire des eaux de ruissellement d'un chemin, *leg.* & *det.* Messean A., - Neuville-sur-Ailette, lac de l'Ailette, 01/09/2018, sur les vases exondées du plan d'eau en assec, *leg.* Frimin D., *det.* Messean A., - Ribeaupville, le Gascon, 12/08/2020, *leg.* & *det.* Lecron J.-M., - Châtillon-sur-Oise, le Sart, 15/07/2020, rives vaseuses exondées, *leg.* Watterlot A., *det.* Hauguel J.-C., - Hirson, Blangy, 18/09/2020, sur vases exondées, *leg.* Watterlot A., *det.* Hauguel J.-C. ; **Nord, 59** : Liessies, étang de Breucq, 07/09/2018, *leg.* & *det.* Lecron J.-M., - Sains-du-Nord, ferme à Lunettes, 06/09/2020, sur vases exondées,

leg. Watterlot A., *det.* Hauguel J.-C. ; **Pas-de-Calais, 62** : Leforest, Boutonnain, 22/09/2020, *leg.* & *det.* Lecron J.-M.].

Sur la base de ce travail, le *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* est désormais connu d'une portion importante de la vallée de l'Oise, au moins entre Châtillon-sur-Oise (Aisne) et Chiry-Ourscamps (Oise). La présence de *Riccio cavernosa* et *Physcomitrella patens* en vallée de l'Ailette laisse à penser que cette communauté devrait être également présente dans les affluents de l'Oise et notamment l'Aisne qui présente, dans sa partie amont, une morphologie similaire à la moyenne vallée de l'Oise. Des recherches seraient à entreprendre, notamment en amont de Bourg-et-Comin (Aisne).

L'association semble aussi présente en Réserve naturelle des Landes de Versigny (Aisne) sur les berges d'un exutoire des eaux de ruissellement d'un chemin. Notons que ce site n'est éloigné que de sept kilomètres de la vallée de l'Oise et des individus de l'association les plus proches (commune de Beautor). Une colonisation des espèces du groupement par ornithochorie, via le transport de diaspores contenues dans la vase, n'est donc pas à exclure.

Cette communauté bryophytique a été recherchée sur les vases exondées des étangs de la Logette, de Boutache (communes d'Épieds et Beuvarde, Aisne) et de la Verrerie (Artonges, Aisne). On y retrouve communément *Physcomitrella patens* et *Pseudophemerum nitidum*, mais *Riccio cavernosa* semble absente. Il est probable que ces relevés n'appartiennent pas au *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* du fait de conditions trop oligotrophes et acides (*Eleocharition soloniensis* G. Phil. 1968).

2.5 – À propos de *Botrydium granulatum* (Linnaeus) Greville

Comme évoqué précédemment, il est assez fréquent dans les biotopes occupés par des communautés bryophytiques pionnières à *Riccio* de trouver *Botrydium granulatum*. Cette cohabitation est bien documentée par Janovicová et Kubinská (2003) et rappelée dernièrement par Mady *et al.* (2020). *Botrydium granulatum* est une algue terrestre, macroscopique, appartenant à l'embranchement des Ochrophytes (algues jaunes et brunes), classe des Xanthophycées, ordre des Botrydiales. Le genre *Botrydium* regroupe une seule espèce (John *et al.*, 2011). La partie aérienne est verte, sphérique à pyriforme, et mesure de 2,5 à 3 mm de large. L'appareil rhizoïdien est très ramifié et selon nos mesures, il peut atteindre entre 3,5 à 5 mm de long assurant un ancrage efficace au substrat (**Photo 7**). Les colonies de *Botrydium* ont un aspect de petites perles vertes, plus ou moins incrustées de carbonate de calcium, ce qui les rend facilement détectables (**Photos 8 et 9**), d'autant plus lorsque celles-ci se développent sur des vases dénudées.

L'espèce s'observe préférentiellement au printemps et à l'automne. Les printemps chauds et secs de ces dernières années ont permis sa détection dès la fin mars. Son développement précoce constitue une stratégie efficace pour limiter la compétition avec les plantes vasculaires. Sur les berges envasées en bordure de la rivière Oise, *Botrydium granulatum* a également été inventoriée, durant l'été, sur des substrats secs et craquelés. Elle trouve alors refuge sur les pentes raides et abritées des crevasses. Cette algue terrestre colonise essentiellement les berges des rivières, des fossés, des mares et les bordures d'étangs. Selon John *et al.* (2011), elle peut s'installer sur les parties inférieures des troncs d'arbre. Les substrats sont variés, mais très souvent riches en matière organique.

Dans la vallée de l'Oise, le taxon semble bien implanté (berges, mares et bras morts). Il occupe, sur les niveaux topographiques bas, les marges humides sur vases molles ou sur sables plus ou moins colmatés par des limons. Son optimum semble toutefois correspondre aux placages vaseux dénudés ou aux berges envasées peu ou pas colonisées par les phanérogames.

Dans les biotopes plus stables, l'espèce peut être subordonnée ou associée à des végétations du *Bidention tripartitae* Nordh. 1940 ou des communautés basales des *Juncetea bufonii*

B. Foucault 1988. Dans le département du Nord, elle a été recensée sur des vases molles fraîchement exondées au sein de clairières laissées par des végétations annuelles basses de *Eleocharition soloniensis* G. Phil. 1968.

L'état actuel des connaissances est encore fragmentaire avec un total de 21 données dans les Hauts-de-France, toutes capitalisées après 2000 (Digitale2 [en ligne]). Treize des stations inventoriées se développaient au voisinage du *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis*.

En excluant les mentions du taxon recueillies dans les relevés bryosociologiques traités dans cet article, nous proposons la synthèse régionale suivante.

[Aisne, 02 : Saponay, le Bois des Bruces, 22/09/2009, berge de mare de prairie sur sables de Bracheux humides, *leg.* Messean A. & *det.* Watterlot A., - Travecy, rivière Oise, 02/08/2012, sur les vases exondées de l'Oise, *leg.* Messean A. & *det.* Watterlot A., - La Fère, le Wiby, 07/10/2019, sur berge sablo-limoneuse, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Neuve-Maison, le Moulin à Vent, 24/04/2020, bordure de mare prairiale, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Andelain, le chemin des Vaches, 21/07/2020, accumulation de vase en bordure de l'Oise, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Hirson, Blangy, 18/09/2020, sur vases exondées en mosaïque avec *Physcomitrium sphaericum* (C.F.Ludw. ex Schkuhr) Brid. et de vastes communautés à *Riccio huebeneriana* Lindenb., 1837, *leg.* & *det.* Watterlot A., *vid.* Hauguel J.-C. ; **Nord, 59** : Radinghem-en-Weppes, 06/09/2019, dans le fond d'un fossé exondé, *leg.* Monein C. & *det.* Toussaint B., - Sains-du-Nord, Ferme à Lunettes, 06/09/2020, *Botrydium granulatum* s'insinue dans les vides présents à l'intérieur d'un faciès à *Eleocharis ovata* ou sur vases exondées dénudées, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Liessies, 06/09/2020, sur vases exondées en périphérie de pièce d'eau, *leg.* & *det.* Watterlot A. ; **Oise, 60** : Noyon, rivière Oise, 10/09/2018, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Sempigny, rivière Oise, 10/09/2018, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Passel, la Lesse à Cardon, 21/09/2018, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Pontoise-lès-Noyon, rivière Oise, 25/09/2018, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Pont-l'Évêque, la Longue Anse, 24/10/2018, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Sempigny, la Longue Anse, 24/10/2018, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Chiry-Ourscamp, rivière Oise, 24/10/2018, *leg.* & *det.* Watterlot A., - Saint-Léger-aux-Bois, rivière Oise, 26/10/2018, *leg.* & *det.* Watterlot A. ; **Pas-de-Calais, 62** : Wissant, 27/06/2020, vases exondées en bordure de pièce d'eau, *leg.* & *det.* Watterlot A.].

Ce bilan met en lumière une majorité de stations localisées dans la vallée de l'Oise. Le fonctionnement hydraulique de la rivière est en effet favorable à l'expression de ce type d'espèce pionnière. L'abondance de *Botrydium* dans la vallée de l'Oise est néanmoins liée à la pression d'inventaire exercée dans le cadre de la cartographie de *Lindernia dubia* en 2018. Compte tenu du spectre écologique de cette algue, elle devrait sans doute être plus fréquente en région.

Conclusion

La connaissance des hydrosystèmes alluviaux est encore imparfaite dans le nord de la France. Preuve en est la découverte inattendue et la caractérisation opportune du *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* effectuées à l'occasion de la cartographie d'une espèce exotique envahissante, *Lindernia dubia*. Cette association bryophytique est désormais connue d'une portion importante de la vallée de l'Oise, au moins entre Châtillon-sur-Oise (Aisne) et Chiry-Ourscamps (Oise). Il est probable, du fait des données d'espèces recueillies par ailleurs, qu'elle soit plus largement répandue sur le territoire régional. Cependant, s'agissant d'une végétation à éclipses, dont le développement est conditionné par des exondations estivales, par une qualité particulière de sédiments et peut-être par des températures tempérées, la détection de cette communauté est compliquée. Ces écosystèmes nécessitent des études sur le temps long comme l'a bien montré l'apparition massive du *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patentis* en 2018 et sa très faible expression en 2019 et 2020 sur le même linéaire de cours d'eau.

Du fait de l'éclairage apporté par ce travail, l'association peut désormais être intégrée dans les enjeux écologiques et patrimoniaux des documents de gestion des organismes gestionnaires de ces milieux alluviaux, comme le Conservatoire d'espaces naturels des Hauts-de-France en moyenne vallée de l'Oise.

Au regard de la singularité de cette association, notamment sur les plans dynamiques et fonctionnels, elle pourrait être utile dans le domaine de la bio-indication pour qualifier notamment le niveau de naturalité d'un hydrosystème. Une approche phytosociologique sériale plus complète serait également nécessaire pour mieux comprendre les interactions des végétations pionnières et des stades de végétations vivaces dans le temps et dans l'espace au sein de ces hydrosystèmes alluviaux septentrionaux.

Enfin, plus largement, cette contribution interroge sur la préservation des biotopes à *Riccia* et en particulier à *R. cavernosa*. Cette espèce et plus largement les communautés pionnières hydroclines estivales nécessitent des espaces régulièrement décapés, sinon elles disparaissent sous la végétation phanérogame. La préservation, voire l'amélioration, du régime hydraulique alluvial et de la qualité physico-chimique des eaux et des sédiments sont indispensables pour assurer la conservation de ces végétations sur le long terme.

Remerciements

Il nous est particulièrement agréable de remercier Hélène Laugros et Marine Cocquempot pour le gros travail de géolocalisation des pointages de lindernie fausse-gratiolle et de bryophytes ainsi que pour leur fameux coup de rame sur le canoë. Virginie Depierre (CBNBL) nous a fait parvenir plusieurs tirés à part ayant permis d'enrichir ce travail, nous lui exprimons notre gratitude. Un grand merci à Augustin Fontenelle (CBNBL) pour la création des cartes et ses conseils avisés.

Nous remercions Pascal Amblard du Conservatoire botanique national du Bassin-Parisien pour la communication de données et les échanges que nous avons eu à propos de cette association.

Ce travail, réalisé dans le cadre du programme « d'actualisation, de valorisation des connaissances et de conservation de la flore sauvage et des végétations [Phase 1] » a bénéficié du soutien financier de l'Europe (Fonds FEDER), de l'État, du Conseil régional des Hauts-de-France et des Départements de l'Aisne et de l'Oise.

Bibliographie

Allorge P., 1922 - Les associations végétales du Vexin français. *Rev. Gén. Bot.* **33** : 1-342 + 1 carte + planches 1-16 h.t.

Amblard P. & Hendoux F., 2019 - *Diagnostic phytosociologique des végétations aquatiques et évaluation de la gestion des prairies de l'étang du Petit Broué*. Conservatoire botanique national du Bassin parisien / Muséum national d'histoire naturelle, 22 p.

Atherton I., Bosanquet S. & Lawley M., 2010 - *Mosses and liverworts of Britain and Ireland: a field guide*. British Bryological Society, 848 p.

Bailly G., Caillet M., Ferrez Y. & Vadam J.-C., 2009 - Liste rouge des Bryophytes de Franche-Comté, version 2. *Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne* **7** : 61-81.

Bardat J. & Hauguel J.-Ch., 2002 - Synopsis bryosociologique pour la France. *Crypt. Bryologie* **23v(4)** : 279-343.

Bardet O., 2014 - Catalogue des bryophytes de Bourgogne. *Rev. Sci. Bourgogne-Nature* **19** : 82-111.

Bick F. & Stoehr B., 2014. *La Liste rouge des Bryophytes menacées en Alsace*. SBA, ODONAT, 55 p., document numérique.

Caze G., Hugonnot V., Lehebel-Peron J.-P. & Royaud A., 2013 - *Premiers éléments de bio-indication bryophytique du fonctionnement alluvial des forêts inondables de la Leyre : forêts à *Dichelyma capillaceum* et communautés pionnières à *Riccia des clairières alluviales**. Conservatoire botanique national Sud-Atlantique, 28 p.

Conservatoire botanique national de Bailleul, 2020 - Liste des bryophytes (mousses, hépatiques et anthocérotes) citées dans les Hauts-de-France (02, 59, 60, 62, 80) et en Normandie orientale (27, 76). Référentiel taxonomique et référentiel des statuts. Version 3.2. DIGITALE (Système d'information floristique et phytosociologique) [Serveur]. Conservatoire botanique national de Bailleul, 1994-2020 (date d'extraction : 24/12/2020).

Damsholt K., 2002 - *Illustrated Flora of Nordic Liverworts and Hornworts* (2nd ed.). Lund, Nordic Bryological Society, Lund University, 842 p.

Drewald U. & Preisig E., 1991 - Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens-Moosgesellschaften. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen* **20** (9), 204 p.

Dunk K., v. d., 1972 - Moosgesellschaften im Bereich des Sandsteinkeupers in Mittel- und Oberfranken. *Ber. Naturwiss. Ges. Bayreuth* **XIV** : 7-100.

Durfort J., Le Bail J., Monnat J.-Y., Roux C. & Stauth S., 2016 - Découvertes récentes concernant les bryophytes et les lichens du Massif armoricain et de ses marges. *E.R.I.C.A.* **29** : 79-99.

Filoche S., Arluisson M., Bardet O., Boudier P., Fesolowicz P., Giraud J. & Leblond S., 2016 - *Catalogue des bryophytes d'Île-de-France*, version 1.0 septembre 2016, p. 57

François R., Prey Th., Hauguel J.-Ch., Catteau E., Farvacques C., Duhamel F., Nicolazo C., Mora F., Cornier Th. & Valet J.-M., 2012 - *Guide des végétations des zones humides de Picardie*. Centre régional de phytosociologie agréé Conservatoire botanique national de Bailleul, Bailleul, 656 p.

Gargominy O., Terceire S., Regnier C., Ramage T., Schoelincq C., Dupont, P., Vandell E., Daszkiewicz P. & Poncet L., 2015 - *TAXREF v. 9.0, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion*. Muséum national d'histoire naturelle. Paris, rapport SPN 2015-64, 126 p.

Graves L., 1857 - *Catalogue des plantes observées dans l'étendue du département de l'Oise*. In *Annuaire du département de l'Oise 1857*, Beauvais, [x-xv], 302 p.

Hauguel J.-Ch., Lecron J.-M., Toussaint B., Messean A. & Wattez J.-R., 2018 - *Inventaire des bryophytes des Hauts-de-France : raretés, protections, menaces et statuts*. Version n°1 / mars 2018. Centre régional de phytosociologie agréé Conservatoire botanique national de Bailleul, avec la collaboration du Collectif botanique des Hauts-de-France, 42 p.

Hübschmann A. v., 1957 - Kleinmoosgesellschaften extremster Standorte. *Mitt. Florist.-soziolog. Arbeitsgem.*, N.F., **6-7** : 130-146.

Hugonnot V. & Celle J., 2014 - *Première liste rouge des mousses, hépatiques et anthocérotes d'Auvergne*. Conservatoire botanique national du Massif central / Direction régionale de l'environnement, de l'aménagement et du logement Auvergne, 48 p.

Hugonnot V., Chavoutier L., Pépin F. & Vergne Th., 2017 - *Les bryophytes des Pyrénées-Orientales*. Naturalia publications, Turriers, 459 p.

Infante Sánchez M., 2015 - *Catalogue des bryophytes de la région Midi-Pyrénées 2015*. Conservatoire botanique national des Pyrénées et Midi-Pyrénées, 115 p.

Janovicová K. & Kubinská A., 2002 - Fenológia druhov *Riccia cavernosa* (Marchantiophyta) a *Aphanorhegma patens* (bryophyta) na obnažených dnách dunaja v oblasti bratislav. *Bryonora*, Praha, **29** : 1-6.

Janovicová K. & Kubinská A., 2003 - Spoločnosť machorastov biotopov periodicky obnažených dien v oblasti Bratislavy. *Bull. Slov. Bot. Spoločn., Bratislava*, **25** : 39-44.

John D.M., Whitton B.A. & Brook A.J., 2011 - *The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae*, 2nd edition, Cambridge University Press, Cambridge, 878 p.

Lanfant P., 2003 - La Bryologie dans le Parc naturel régional de la Forêt d'Orient. *Courrier scientifique du Parc naturel régional de la Forêt d'Orient* **27** : 29-41.

Lanfant P., 2017 - Observations bryologiques dans le département de l'Aube, année 2016. *Bull. Soc. Aubeoise Bot.* **20** : 75-79.

Legland Th. & Garraud L., 2018 - *Mousses et hépatiques des Alpes françaises. État des connaissances, atlas, espèces protégées*. Conservatoire botanique national alpin, 240 p.

Mady M., Gagnon P., Guitton, H. & Botté F., 2020 - *L'Ilysantho attenuatae- Cyperetum micheliani* Corill. 1972 ; considérations synonymiques et synfloristiques presque un demi-siècle après sa description. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, NS, **51** : 308-318.

Mahévas T., Werner J., Schneider C. & Schneider T., 2010 - *Liste rouge des bryophytes de Lorraine (Anthocérotes, Hépatiques, Mousses)*. Conservatoire et Jardins botaniques de Nancy, Nancy, 71 p.

Marstaller R., 2006 - Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesellschaften Europas und angrenzender Gebiete. *Hausknechtia* **13**, 191 p.

Messean A., 2013 - *Étude des végétations des berges de l'Oise*. Conservatoire d'espaces naturels de Picardie, document polycopié, 13 p.

Messean A., Prey Th., Lecron J.-M. & Hauguel J.-Ch., 2017 - Contributions à la connaissance de la bryoflore remarquable du département de l'Aisne. *Bull. Soc. Linn. Nord-Pic.* **35** : 165-177.

Mucina L., Buelmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarní A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F., Bergmeier E., Guerra A., Ermakov N. & Tichý, L., 2016 - Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Appl. Veg. Sci.* **19**, suppl. 1 : 3-264.

Peciar V., 1967 - Moose (Bryophyta) des südlichen Teils der Ostslowakischen Tiefebene. *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comeniana, Bot.*, **14** : 25-82.

Söderström L., Urmi E. & Våña J., 2002 - Distribution of Hepaticae and Anthocerotae in Europe and Macaronesia. *Lindbergia* **27** : 3-47.

Sotiaux A., Stieperaere H. & Vanderpoorten A., 2007 - Bryophyte checklist and European red list of the Brussels-capital region, Flanders and Wallonia (Belgium). *Belg. J. Bot.* **140** (2) : 174-196.

Tison J.-M. & de Foucault B. (coords), 2014 - *Flora Gallica. Flore de France*. Biotope, Mèze, xx+ 1 196 p.

Weddeling K., 2002 - Massenentwicklung von *Riccia cavernosa* und *Physcomitrella patens* auf Schlammflächen an der Urfttalsperre bei Gemünd / Eifel. *Bryol. Rundbr.* **60** : 1-2.

Werner J., Prey Th., Bonte F., Cartier D. & Mary J., 2012 - Bryophytes nouvelles remarquables observées en Haute-Normandie (France). *Bull. Sci. Géol. Normandes* **5** : 21-30

Base de données et sites internet consultés

Conservatoire botanique national de Bailleul, 1994-2021. Digitale2 (Système d'information sur la flore et la végétation sauvage du Nord-Ouest de la France), Bailleul : <https://digitale.cbnbl.org/> (consulté le 26/01/2021).

eCoLiBry du Conservatoire botanique national de Brest : <http://www.cbnbrest.fr/ecolibry/> (consulté le 05/02/2019).

Guiry M.D. & Guiry G.M., 2021 - AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (consulté le 12/01/2021).

NDFF (2015). NDFF Verspreidingsatlas : <http://verspreidingsatlas.nl>. FLORON (2014). (consulté le 19/12/2020).



Photo 1. *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch & Schimp, 17 octobre 2018 ; © J.-Ch. HAUGUEL.



Photo 2. *Riccia cavernosa* Hoffm. emend. Raddi, 16 octobre 2018 ; © J.-Ch. HAUGUEL.

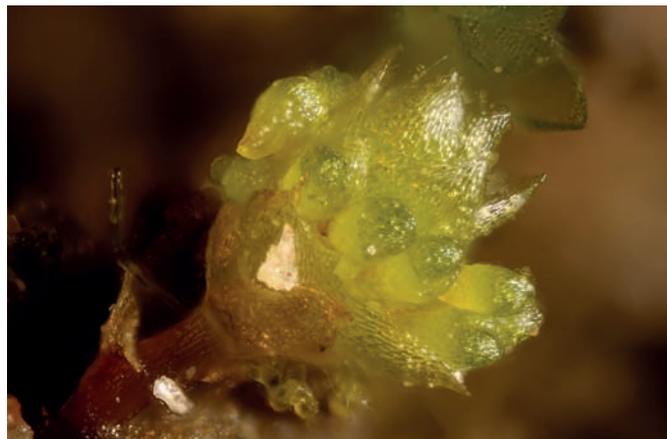


Photo 3. Détail des propagules de *Bryum gemmiferum* R. Wilczek & Demaret, 17 octobre 2018 ; © J.-Ch. HAUGUEL.



Photo 4. Plage de sables enrichis de limons : biotope favorable à l'installation de la communauté, 23 octobre 2018 ; © J.-Ch. HAUGUEL.



Photo 7. Détail de l'appareil rhizoïdien de *Botrydium granulatum* (L.) Greville, 25 avril 2020 ; © A. WATTERLOT.



Photos 5 et 6. Détails de la communauté à *Riccia cavernosa* et *Physcomitrella patens*, 12 octobre 2018 ; © A. WATTERLOT.

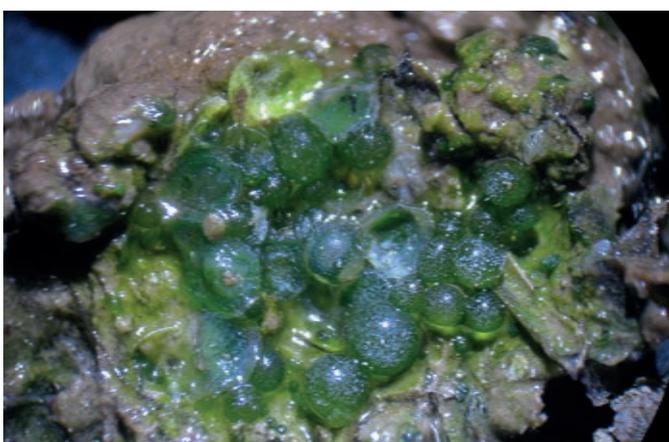


Photo 8. *Botrydium granulatum* (L.) Greville, 25 avril 2020 ; © A. WATTERLOT.



Photo 9. Colonie de *Botrydium granulatum* (L.) Greville, 6 septembre 2020 ; © A. WATTERLOT.